云 南 植 物 研 究 1993; 15 (4): 332—338
Acta Botanica Yunnanica

秦岭和黄土高原地区锦鸡儿属的表征、分支和生物地理学的探讨

张明理 王常如
(中国科学院西北植物研究所, 陕西杨陵 712100)

摘要 选用锦鸡儿属(*Caragana*)在秦岭和秦岭以北的20余种和59个形态性状作为分析基础。表征图和分支图共同揭示出羽状叶和掌状叶类群形成两大类。分支图说明了树锦鸡儿 *C. arborescens* 和柄荚锦鸡儿 *C.stipitata* 等为原始类群。沿树锦鸡儿的分布区，本属植物向西和西南方向适应辐射成以温度和降水为主导因子的生态序列：(1) 森林种→森林草原种→草原种→荒漠种，森林种→高寒山地种； (2) 湿润地带→亚湿润地带→半干旱地带→干旱地带。
关键词 锦鸡儿；生态适应辐射；定量化途径；布鲁克斯简约性分析 (BPA)

PHENETIC, CLADISTIC AND BIOGEOGRAPHIC STUDIES ON THE GENUS CARAGANA IN QINLING MOUNTAIN AND THE LOESS PLATEAU

ZHANG Ming-Li, WANG Chang-Ru
(*Northwest Institute of Botany, Academia Sinica*, Yangling, Shaanxi 712100)

Abstract More than 20 species of the genus *Caragana* distributed mainly from Qinling mountain and northward and their 59 morphological characters were analyzed. Both phenogram and cladogram revealed that the taxa with pinnate or palmate leaves were grouped into clusters of their own. The cladogram showed that *C. arborescens* and its related taxa, *C. stipitata* ect. were primitive. Along the distributed region of *C. arborescens,* the genus radiated adaptively westward and southwestward into ecological series resulted from factors of temperature and precipitation, that is, I. forest species→forest-steppe species→steppe species→desert species; forest species→alpine montane species, Ⅱ. humid zone→semihumid zone→semidrought zone→drought zone.
Key words *Caragana;* Ecological adaptative radiation; Quantitative approaches; BPA(Brooks parsimony analysis)

豆科 (Leguminosae) 锦鸡儿属 (*Caragana*) 约80余种，国产60余种。本属分布范围[1,2]，北起西伯利亚北部约北纬65°N，南抵喜马拉雅、印度及尼泊尔，从西起原苏联南部，向东到达太平洋沿岸。本属为典型的亚洲温带分布，但它不仅适应于湿润的平原、草原、河谷生长，也可及荒漠和高寒山地。秦岭以北广大的半干旱和干旱地区为多度中心之一。

关于本属的分类，早有苏联著名植物学家 Komarov[1] 的专著，其中有 56 种分隶 8 个系

1992-03-26 收稿, 1992-08-26 修回

(series)。

Pojarkova[3] 在苏联植物志中将 Komarov 的苏联产 27 种增至 57 个，主要对其变种升格为种，她的分类系统，基本依据 Komarov 的排列，经重新整理组合，共设 12 个系。Moore[2] 后来又增加苏联以外的 12 种，认定本属共约 80 余种。

本属的系统学和种系发生关系（phylogeny），叶形分化为羽状叶，掌状叶和簇生叶是一个重要和特征，也是一个属内少有的、典型的变异。Komarov[1]、Moore[2] 分别以叶形、分布等讨论了本属的起源、演化和种系发生关系。近有徐朗然、郝秀英[4] 通过对秦岭和黄土高原的分布和区系成分分析，进一步论证了羽状叶原始，并提出旱化的生态梯度。

总的来说，本属的分类系统，根据叶形分化，基本上以 Pojarkova[3] 系统为框架。但是对叶形分化的不同理解，关于系统演化尚有不同看法。然而迄今为止，其它分类实验证据，例如细胞学、花粉形态学等，对属内种系发生关系尚未提供过硬、充分的证据。故本文根据表征（phenetics）、分支（cladistics）和生物地理学（biogeography）的原理，试图以全面的形态性状为基础，采用定量化手段，进一步讨论形态、地理分布和生态分化以及它们之间的一致性等，所谓协同进化（coevolution）[5]，讨论本属的种系发生关系及起源问题。

表 1 选用种类按照 Pojarkova(1945)系统

Table 1 Species selected following Pojarkova (1945) system

中　名	拉 丁 学 名	缩 写
树锦鸡儿系	Ser. Arborescentes Kom.	
1 柄荚锦鸡儿	*C. stiptata* Kom.	sti
2 树锦鸡儿	*C. arborescens* (Amm)Lam.	arb
小叶系	Ser. Microphylla Kom.	
3 普氏锦鸡儿	*C. purdomii* Rehd.	pur
4 小叶锦鸡儿	*C. microphylla* Lam.	mic
5 五台锦鸡儿	*C. potanini* Kom.	pot
6 柠条	*C. korshinskii* Kom.	kor
鬼箭系	Ser. Jubatae Kom.	
7 鬼箭锦鸡儿	*C. jubata* Kom.	jub
多刺系	Ser. Tragacanthoides Pojar.	
8 藏锦鸡儿	*C. tibetica* Kom.	tib
9 荒漠锦鸡儿	*C. roborovski* Kom.	rob
10 甘青锦鸡儿	*C. tangutica* Maxim.	tan
锦鸡儿系	Ser. Chamlagu Pojar.	
11 锦鸡儿	*C. sinica* (Buchoz) Rehd.	sin
针刺系	Ser Spinosae Kom.	
12 川西锦鸡儿	*C. erinacea* Kom.	eri
灌木系	Ser. Frutescentes Kom. ex Pojar.	
13 短叶锦鸡儿	*C. brevifolia* Kom.	bre
14 青海锦鸡儿	*C. chinghaiensis* Liou filia	chi
15 密叶锦鸡儿	*C. densa* Kom.	den
16 陕西锦鸡儿	*C. shensiensis* C. W. Chang	she
17 白毛锦鸡儿	*C. licentiana* Hand.-Mazz.	lic
18 红花锦鸡儿	*C. rosea* Turcz. ex Maxim.	ros
大花系	Ser. Grandiflorae Pojar.	
19 短角锦鸡儿	*C. brachypoda* Pojar.	bra
20 毛掌叶锦鸡儿	*C. leveillei* Kom.	lev
21 甘毛锦鸡儿	*C. opulens* Kom.	opu
22 甘肃锦鸡儿	*C. kansuensis* Pojar.	kan
矮锦鸡儿系	Ser. Pygmaceae Kom.	
23 狭叶锦鸡儿	*C. stenophylla* Pojar.	ste

材料与方法

选取了秦岭及秦岭以北广大地区的23种，隶于9个系，涉及到Moore[2]系统中的几个主要演化方向具有代表性。见表1。主要在西北植物研究所标本馆测量和记录数据，个别形态和分布数据或资料来自文献[1,4,6]。

表征分析 对原始数据矩阵经均值–方差标准化，采用Gower距离系数作为相似性度量，以UPGAM法聚类[7]，结果见图1。

分支分析 本文主要采用外群分析(outgroup analysis)确定性状的极性(polarity)[8]。一般认为[1,4,6]，锦鸡儿的近缘分类群为盐豆木 *Halimodendron holodendron* Pall.)Voss.，丽豆 *Calophaca sinica* Rehd.，也参考了直立黄芪 *Astragalus adsurgens* Pall.。结果见附录。

简约性分析(parsimony analysis) 应用PHYLIP 3.1版本(Felsenstein, 1988)中的MIX程序，得到了步长L–286的3个等长的简约性分支图(cladogram)，然后应用CONSENSE程序得到关于3个分支图的一个严格的谐和性分支图(strict consensus cladogram)，见图2。

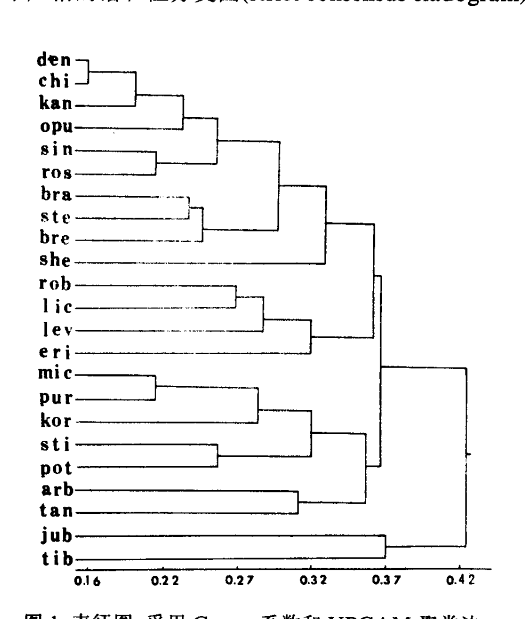


图1 表征图，采用Gower系数和UPGAM聚类法

Fig. 1 Phenogram using Grower coefficient and UPGMA clustering method

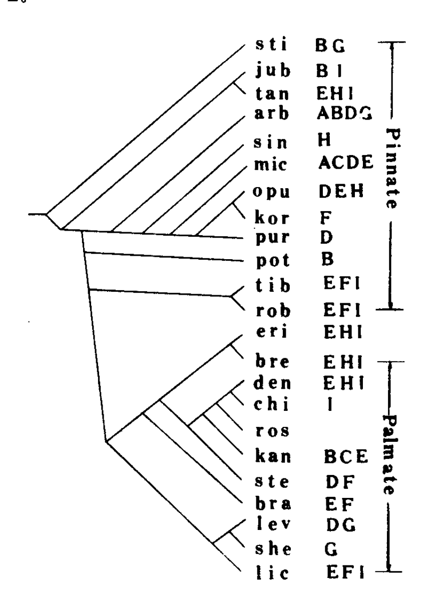


图2 基于3个等长(L＝286)的严格的谐和性分支图

Fig. 2 Strict consensus cladogram based on the three equal (L＝286) cladogram

生物地理学分析 按照中国自然地理综合区划方案[9]，本文所涉及的23种分属9个地带，见图3，图2，文中并将黄土高原分成东部和西部[10]。

Brooks[11,12]曾提出一个地理、生态及“分叉”(clades)相一致(coincided)的种系发生多样性的简约性分析方法，或简言之“协物种形成分析”(cospeciation analysis)，被称为BPA(Brooks paraimony analysis)[13]，近来，Brooks[5]更完善和充实了他的理论和方法。

BPA方法主要分三步。第一步是构建种系发生关系。第二步将分类群与所在分布区相对应。第三步应用地质等资料产生一个分布区分支图(area cladogram)，表示历史上分布区的联系。完成最后一步，一般根据种的地理分布作为分布区特征，列成表格，以求得分布区分支图。Brooks[5]从方法论上还例

举了一个分类群处于多个分布区以及广布种等等情形的处理方法及其理论基础。

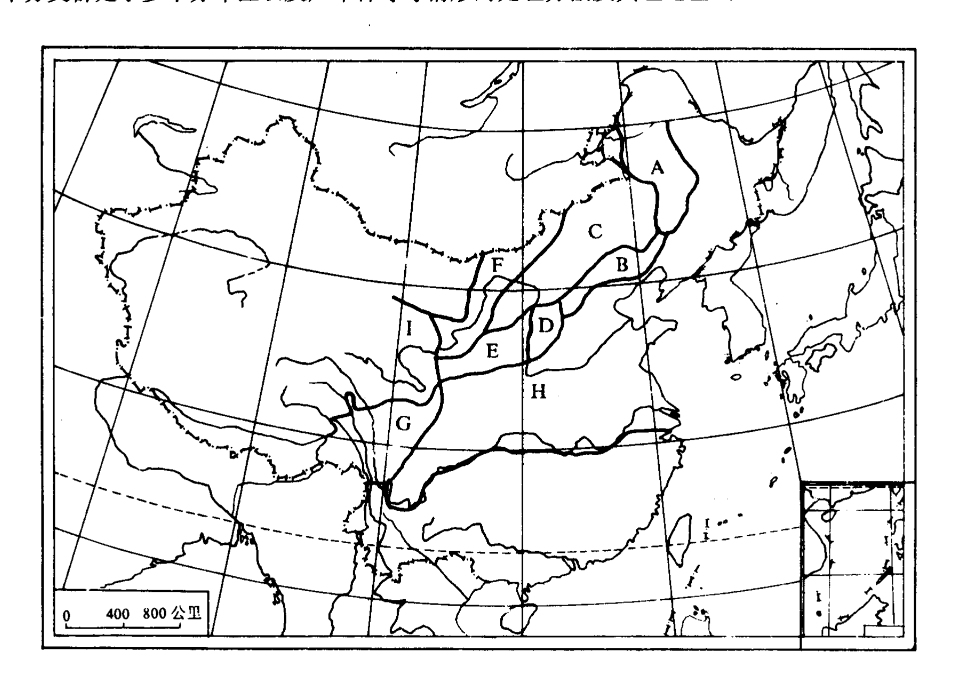


图 3 自然地理综合区划图

A. 中温带湿草原地带(亚湿润); B. 暖温带半干性落叶阔叶林地带(亚湿润); C. 中湿带草原地带(半干旱); D. 暖温带草原地带，陕北陇东黄土高原(半干旱); E. 暖温带草原地带，陇西黄土高原(半干旱); F. 中温带半荒漠地带(干旱); G. 青藏高原针叶林与草甸地带(湿润); H. 亚热带落叶阔叶林与常绿阔叶林地带(湿润); I. 青藏高原草甸、草原、森林地带(半干旱)

Fig. 3 A comprehensive division of natural geography

A. meditemperate wet steppe zone (subhumid). B. warm temperate semidrought deciduous broadleaf forest zone (subhumid). C. meditemperate steppe zone (semidrought). D. warm temperate steppe zone, the eastern Loess Plateau (semidrought). E. warm temperate steppe zone, the western Loess Plateau (semidrought). F. meditemperate semidesert zone (drought). G. Qinghai–Xizang Plateau coniferous forest and meadow zone (humid). H. subtropic deciduous broadleaf and evergreen broadleaf forest zone (humid). I. Qinghai–Xizang Plateau meadow steppe and forest zone(semiarid)

本文按照 Brooks [5] 的思路和方法，在 9 个分布区上将种作为特征(除去 *C. opulens* 因处于多个分布区)标记，得到图 4。图 4 无过多的“同塑性” (homoplasy) 或“逆转” (reversal)，打“×”号，说明本分析是较谐和的。

全部计算由笔者在本所微机上完成。

讨　论

表征图(图 1)和分支图(图 2)都将羽状叶和掌状叶归成两大类。Ser. *Chamlagu* 和 Ser. *Spinosae* 长枝为羽状叶，短枝为掌状叶，作为羽状叶和簇生叶之间的过渡，似乎更近于掌状叶，簇生叶。*C. erinacea, C. sinica* 在表征图和分支图中都表示了这种关系。因而，Moore [2] 的种系发生方案沿横轴簇生叶方向(foliage condition)看去是有道理的。

关于叶的演化，Komarov[1] 曾指出掌状叶为原始类群，*C. sinica* 以为本属的始生类型(prototype)，Moore[2] 否认 Komarov 的观点，他首先采纳 Dormer[14] 认为豆科中小叶多(leaf highly compound)的类群原始，而小叶少(leaf less compound)则进步的观点，同时，根据已有的染色体资料，Moore[2] 和徐朗然等[4] 都认为 Ser. *Arborescentes*、Ser. *Bungeanae* 和 Ser. *Microphyllae* 的种皆为二倍体，2n＝16，是较为原始的种，在不同的生态条件下，产生了其它系，这些结论在分支图中有明确的表示。

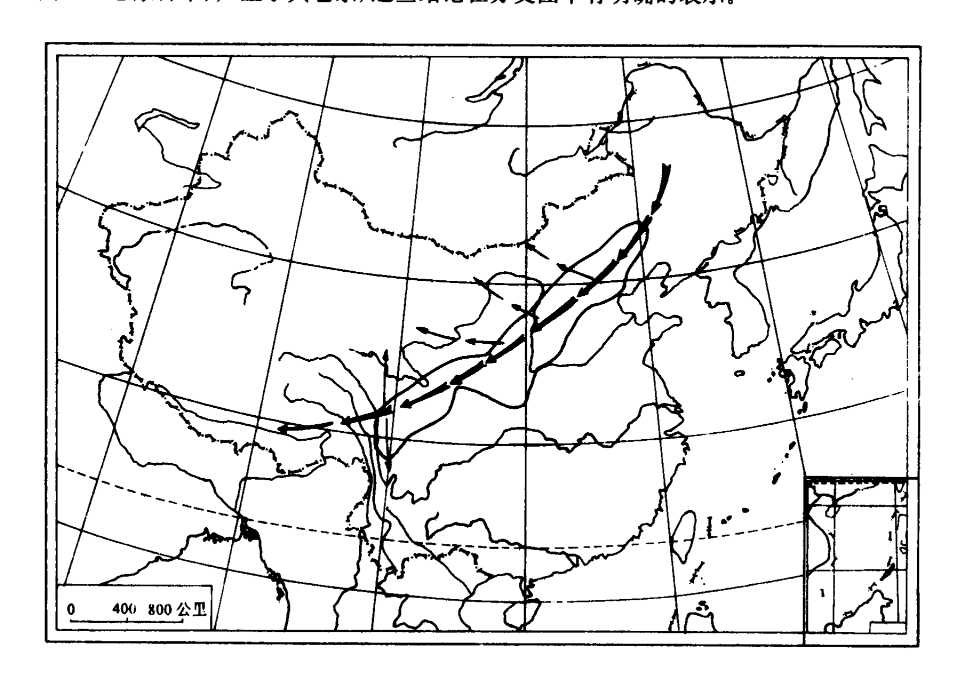


图 4 锦鸡儿属向西和西南方向的演化和演化方向，主线经由树锦鸡儿的分布区

Fig. 4 The evolution and evolutionary path westward and southwestward for *Caragana*, the main line through the distributed region of *C. arborescens*

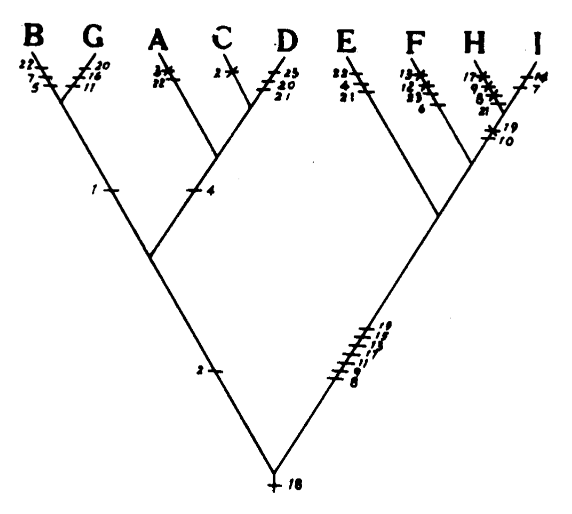


图 5 分布区分支图，分支上的数字参看表 1

Fig. 5 Area cladogram, the numbers on the branches referring to Table 1

与羽状叶向掌状叶的进化同步, 分支图以种为单位, 揭示生态梯度序列: 森林种→森林草原种→草原种→荒漠种; 森林种→高寒山地种。在羽状叶类群中 *C. stipitata, C. jubetaca, C. tangutica, C. sinica* 等为森林种, 排列在分支图前面, 而 Ser. *Tragacanthoides* 中的 *C. tibetica, C. roborovskyi* 等为荒漠种, 排列在后面。从形态上考虑, 多刺系叶轴宿存或硬化, 可能是对旱化和寒化的适应, 应为羽状叶中进化的类群。Moore [2] 的种系发生方案, 从纵轴看去, 叶轴脱落到宿存亦表示出多刺系进步。在掌状叶类群中, 以 Ser.*Grandiflorae* 和 Ser.*Frutescentes* 的种为主, 绝大多数为草原种和荒漠种。因而, 分支图又揭示出以气候和降水为主导因子的另一个分布的生态序列, 湿润地带→亚湿润地带→半干旱地带→干旱地带。

我们赞同 Moore [2] 和徐朗然等 [4] 认为树锦鸡儿 *C. arborescens* 及其近缘种为本属的原始种类。它们为羽状叶、叶轴脱落、叶片宽, 其分布区 (图 4) 应为演化起源地。由 BPA 得到的分布区分支图 (图 5) 较清楚地表达了这种关系。它一方面表达了树锦鸡儿分布由东北、冀北山地黄土高原东部向西和西南方向的演化, 与前述的生态序列相同步, 更充分地揭示了演化规律; 另一方面, 这条分布区也揭示了本属的物种迁移路线 (图 4)。

横断山脉北部 G 作为一个"结点" (node), 是一个重要的区域。这里有扁刺锦鸡儿 *C. bossnii* Schn. 作为树锦鸡儿的地理替代种。物种在此产生了较强烈的分化, 向南到达澜沧江流域, 向东喜马拉雅产生了一些 Ser. *Trangacanthoides,* Ser. *Spinosae* 的种, 如 *C.spinifera*, *C. erinacea*, *C. alpina* Liou 等, 这些种是羽状叶向掌状叶的过渡。而向正北黄土高原以西的青海境内, 它们的共有成分则包括 *C.tangutica*, *C. changduensis* 和 *C. brevifolia* 等十几种。故青海区系成分一方面为黄土高原向西的延伸, 另一方面为中国–喜马拉雅成分的扩散。且后者亲缘更为密切 [15] 。

总之, 横断山区及青藏高原是本属分布中心之一, 且具有较多的特有种 [16] 。限于篇幅, 将作专文论述。这方面靠本区分类群各种实验证据, 例如细胞遗传染色体、酶学资料的补充, 以查明物种形成的内在机制; 另一方面须根据地史变迁, 特别是喜马拉雅造山运动对植物的剧烈作用而全面讨论。这样, 才能充分解释本属在本区的分布特点以及其宏观进化。将作为本文工作的继续。

锦鸡儿属作为 Komarov 早在 80 年前研究东亚区系特选的五属之一 [1,14] , 它的形态演化、地理分布、生态分化、区系成分等协同分析无疑有助于认识本属的起源、发生、演化等种系发生问题并趋于更合理的解释, 进而对东亚温带区系提供有益的论据。数值表征学、分支学提供了全面考虑性状、定量客观分析的手段, 特别是分支学与生物地理学近年来对分布、区系演化进行了富有激发意义的讨论。本文作为尝试性探讨, 报道了锦鸡儿属这方面的一些结果, 已初见分析之有效性。相信, 它将在宏观进化分析中显示出更大的潜力。

致谢 本文承徐朗然先生热情指导和帮助, 并审阅初稿。吴征镒、路安民、徐克学诸先生审阅了本文并提出了许多宝贵意见, 吴征镒先生仔细修改了本文。李朝銮先生提供了分支分析程序 (从 J. Felsenstein 处得到)。陈宝联同志绘图。

附录 性状状态, 进化趋势由原始(0)到进步(1)

Appendix The characters and their states, the evolutionary trends from primitive (0) to advanced (1)

1. 株高 (米), >1(0), <1(1); 2. 嫩枝被毛, 有毛(0), 无毛(1); 3. 嫩枝弯曲或直立, 直立(0), 弯曲(1); 4. 嫩枝有无条棱, 有(0), 无(1); 5. 托叶在长枝处脱落或宿存, 脱落(0), 宿存(1); 6. 托叶硬化与否, 硬化(0), 不硬化(1); 7. 托叶是否具针刺, 具(0), 不具(1); 8. 托叶长度(厘米), >0.70(0), <0.7(1); 9. 叶轴宿存或脱落, 脱落(0), 宿存(1); 10. 叶轴长度(厘米)>, 2(0), <2(1); 11. 短枝有无叶, 有(0), 无(1); 12. 短枝上叶着生方式, 对生(0), 其它(1); 13. 小叶对数, >4(0), <4(1); 14. 小叶排列方式, 羽状(0), 假掌状(1); 15. 小叶形状, 椭园形、倒卵形(0), 线形、条形、披针形(1); 16. 小叶长度(厘米), >1(0), <1(1); 17. 小

叶宽度(厘米), ≥0.5(0), <0.5(1), 18. 小叶先端形状, 圆、钝圆(0), 尖、锐尖(1); 19. 小叶基部形状, 圆、渐尖、楔形(0), 急尖、针形(1); 20. 小叶颜色, 绿(0), 灰绿、淡绿(1); 21. 小叶两面具毛, 密被(0), 疏生、无(1); 22. 花梗着生方式, 单生(0), 并生、簇生(1); 23. 花梗长度(厘米), ≥2(0), <2(1); 24. 关节所在位置, 顶部、中上部(0), 中部、基部(1), 25. 花梗被毛, 被毛(0), 无毛(1); 26. 苞片数目、两个或多个(0), 一个(1); 27. 苞片形状, 钻形(0), 刚毛状、线形(1); 28. 花萼形状, 钟形(0), 筒状、管状(1); 29. 花萼长度(厘米), ≥9(0), <9(1); 30. 花萼宽度(毫米), ≥5(0), <5(1); 31. 花萼被毛, 无毛(0), 有毛(1); 32. 花萼齿形, 宽三角形、三角形(0), 披针形(1); 33. 花萼齿长度(毫米), ≥2(0), <2(1); 34. 花冠颜色, 黄色(0), 浅紫色、浅红色(1); 35. 旗瓣形状, 卵形、宽卵形、倒卵形(0), 楔形、长卵形(1); 36. 旗瓣长度(厘米), ≥2(0), <2(1); 37、旗瓣先端形状, 微凹、圆形(0), 凹入(1); 38. 旗瓣基部形状, 渐狭(0), 骤狭(1); 39. 旗瓣柄长与瓣片长度之比, ≤0.3(0), >0.3(1); 40. 翼瓣形状, 长圆形、随圆形(0), 宽披针形、披针形(1); 41. 翼瓣长度(厘米), ≥2(0), <2(1); 42. 翼瓣耳是否明显, 明显(0), 不明显(1); 43. 翼瓣柄长与瓣片长度之比, ≥1(0), <1(1); 44. 龙骨瓣柄长与瓣片长度之比, ≥1(0), <1(1); 45. 龙骨瓣耳是否明显, 明显(0), 不明显(1), 46. 龙骨瓣基部形状, 截形(0), 其它(1); 47. 旗瓣与翼瓣长度之比, ≥1(0), <1(1); 48. 龙骨瓣与翼瓣长度之比, ≥1(0), <1(1); 49. 子房有无毛, 有毛(0), 无毛(1); 50. 子房有无柄, 在柄(0), 无柄(1); 51. 子房长度(厘米), ≥1(0), <1(1); 52. 子房形状, 线形、条形(0), 披针形(1); 53. 雄蕊(9)长度(厘米), ≥2(0), <2(1); 54. 雄蕊(1)长度(厘米), ≥2(0), <2(1); 55. 雄蕊(9)长度与雄蕊(1)长度之比≤1.1(0), >1.1(1); 56. 荚果形状, 圆筒形(0), 条形、披针形(1); 57. 荚果长度(厘米), ≤3(0), >3(1); 58. 荚果宽度(毫米), ≥4(0), <4(1); 59. 荚果有无毛, 有毛(0), 无毛(1)。

参考文献

[1] Komarov V L. Generic *Caragana* monographia. *Acta Horti Petrop* 1908; **29**(2): 177—388

[2] Moore R J. Chromosome numbers and phylogeny in *Caragana* (Leguminosae). *Can Bot J* 1968; **46**:1513—1522

[3] Pojarkova A I. *Caragana*, in Flora of the U.S.S.R. 11: 327—368. Moscow and Leningrad. 1945

[4] 徐朗然, 郝秀英. 黄土高原和秦岭山地锦鸡儿属植物的分类和地理分布的研究. 西北植物学报 1989; **9**(2): 92—101

[5] Brooks D R. Parsimony analysis in historical biogeography and coevolution: Methodological and theoretical update. *Syst Zool* 1990; **39**: 14—30

[6] 中国科学院植物研究所. 中国主要植物图说——豆科. 北京: 科学出版社, 1955

[7] Sneath P H A, Sokal R R. Numerical taxonomy. San Francisco: W H Freeman . 1973

[8] Watrous L E , Wheeler Q D. The outgroup comparison method of character analysis .*Syst Zool* 1981; 30: 1—11

[9] 中国科学院地理研究所. 中国综合自然区划. 见: 中国自然地理图集, 95. 北京: 地图出版社, 1984

[10] 吴征镒. 论中国植物区系的分区问题. 云南植物研究 1979: **1**(1): 1—20

[11] Brooks D R. Hennig's parasitological method: A proposed solution. *Syst Zool* 1981; **30**: 229—249

[12] Brooks D R. Macroevolutionary comparisons of host and parasite phylogenies. *Ann Rev Ecol Syst* 1988; **19**; 235

[13] Wiley E O. Parsimony analysis and vicariance biogeography. *Syst Zool* 1988;**37**: 190—271

[14] Dormer E J. An investigation of the taxonomic value of shoot structure with special references of the Leguminosae, *Ann Bot N S* 1945; **9**: 141—154, 46, 1513—1522

[15] 吴鲁夫 E B(仲崇信等译). 历史植物地理学. 北京: 科学出版社, 1964

[16] 杨昌友, 李楠, 马晓强. 锦鸡儿属区系成分分析. 植物研究 1990; **10**(4):93—99